Vestnik zoologii, **46**(2): 137–147, 2012

УДК 569.323.4:551.782.13(477)

ХОМЯКООБРАЗНЫЕ (MAMMALIA, RODENTIA) ИЗ ПОЗДНЕМИОЦЕНОВОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ПАЛИЕВО НА ЮГЕ УКРАИНЫ

М. В. Синица

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, 01030 Украина

Получено 11 марта 2011
Принято 10 ноября 2011

Хомякообразные (Mammalia, Rodentia) из позднемиоценового местонахождения Палиево на юге Украины. Синица М. В. — Два вида хомякообразных обнаружены в составе фауны недавно открытого местонахождения Палиево на юге Украины (Одесская обл.). Наиболее многочисленный таксон — *Kowalskia progressa* Topachevski et Scorik, 1992. Присутствие представителей рода *Stylocricetus* Topachevski et Scorik, 1992 предварительно установлено на основании одного экземпляра m3. Проведенное детальное сравнение *K. progressa* и *K. skofleki* (Kordos, 1987) доказывает таксономическую валидность первого и предоставляет новые сведения об эволюции и филогенетических взаимоотношениях в пределах рода. Палиево немного древнее аналогичных местонахождений Новоелизаветовка 2 и Малое (MN 11b), на что указывают состав фауны и эволюционный уровень *Kowalskia*. Обилие остатков *Kowalskia* и лофокрицетин (Zapodidae), а также присутствие *Stylocricetus* свидетельствует в пользу широкого распространения открытых биотопов.

К л ю ч е в ы е с л о в а: Cricetidae, *Kowalskia*, *Stylocricetus*, миоцен, туролий, MN 11, Восточная Европа, Украина.

Cricetids (Mammalia, Rodentia) from the Late Miocene Locality Palievo, Southern Ukraine. Sinitsa M. V. — The recently found Early Turolian (MN 11) locality Palievo (Odessa Region, Southern Ukraine) yielded two cricetid species. The most abundant is *Kowalskia progressa* Topachevski et Scorik, 1992, which is more primitive in its evolutionary grade than *K. progressa* from the localities Novoelizovetovka 2 and Maloye. The second taxon of cricetids is represented by the only specimen, an isolated m3. This tooth may be tentatively assigned to a member of the genus *Stylocricetus* Topachevski et Scorik, 1992. The undertaken detailed comparison of *K. progressa* and *K. skofleki* (Kordos, 1987) indicates the taxonomic validity of the former species and provides new evidence on the phylogenetic relationships within the genus. The faunal composition and earlier evolutionary stage of *Kowalskia* suggest somewhat older age of Palievo within the MN 11b as compared to Novoelizavetovka 2 and Maloye. The abundance of *Kowalskia*, as well as the lophocricetines (Zapodidae), and the presence of *Stylocricetus*, albeit scanty, indicate the dominating open habitats in the Early Turolian of Palievo.

K e y w o r d s: Cricetidae, *Kowalskia*, *Stylocricetus*, Miocene, Turolian, MN 11, Eastern Europe, Ukraine.

Введение

Местонахождение позднемиоценовых мелких позвоночных (ранний туролий, MN 11) вблизи села Палиево Раздельнянского р-на Одесской обл. Украины стало известно сравнительно недавно (Sinitsa, 2008). Полученный ископаемый материал характеризует одно из богатейших и своеобразных сообществ микротериев второй половины миоцена юга Восточной Европы. Особенно выделяется оно богатством обнаруженных здесь остатков мелких млекопитающих, порой прекрасно сохранившихся. Остатки хомякообразных, представленные в данной статье, занимают весомое место в сообществе мелких млекопитающих захоронения, хотя и уступают в количественном отношении некоторым группам насекомоядных, зайцеобразных и грызунов, составляя менее 15,7 % общей численности Glires. Постоянно пополняющаяся коллекция костных остатков Cricetidae из Палиево на данный момент насчитывает более 120 экз.

Материал и методы

Весь обработанный материал собран в полевые сезоны 2008—2009 гг., для чего применялись стандартные методики промывки костеносной породы на мелкоячеистых ситах (d = 0,5 мм). Измерения производили при помощи окуляр-микрометра с точностью до 0,01 мм. Рисунки выполнены автором с использованием рисовального аппарата «Wild TYP 308700» к стереомикроскопу «Wild M3C». Изображения зубов представлены со стороны жевательной поверхности, кроме случаев, когда это оговорено специально. Обозначения элементов жевательной поверхности зубов приняты по Касановас-Виллар (Casanovas-Villar I., 2007). В описании строения антероконидного отдела m1 использована терминология В. А. Топачевского и А. Ф. Скорик (1992). Материал обработан с применением методик вариационной статистики: вычисляли среднее (M), стандартное отклонение (S), коэффициент вариации (V). Последовательность и объем стратиграфических подразделений приняты в соответствии с региональной стратиграфической схемой верхнего неогена юга Восточной Европы (Nesin, Nadachowski, 2001).

Костные остатки мелких млекопитающих представлены преимущественно фрагментами костей посткраниального скелета, изолированными зубами и, редко, фрагментами верхне- и нижнечелюстных костей. Доля последних на фоне общего количества диагностичных остатков невелика и составляет около 2%. Цвет костей однородный, светло-коричневый без пятен ожелезнения и марганцовистых дендритов. Эмаль зубов окрашена в темные тона: от шоколадно-коричневого до почти чёрного. Дентин, как правило, несколько светлее. Детальное исследование сохранности отдельных костей из местонахождения показывает высокую долю остатков со следами пребывания в пищеварительном тракте птиц. Доля таких корродированных костей составляет около 14 %, что явно указывает на роль ночных хищных птиц (по терминологии Эндрюса (Andrews, 1990) — хищники 2-й и 3-й категорий) как основного фактора концентрации остатков наземных позвоночных. Также сравнительно отчетливо на поверхности ряда костей выражены следы субаэральной эрозии, и окатки в связи с длительным пребыванием в водном потоке. Подавляющая часть материала (99,9%) не несет следов переотложения, что в целом дает основание предполагать автохтонную природу местонахождения.

Результаты и обсуждение

Подавляющее большинство костных остатков Cricetidae, обнаруженных в местонахождении, относится к *Kowalskia progressa* Topachevski et Scorik, 1992 и только один изолированный m3, четко отличающийся от общей выборки, отнесен к монотипичному роду *Stylocricetus* Topachevski et Scorik, 1992.

Систематическая часть

Семейство CRICETIDAE Rochebrune, 1883

Подсемейство CRICETINAE Murray, 1866

Род *Kowalskia* Fahlbusch, 1969

Kowalskia progressa Topachevski et Scorik, 1992

Kowalskia progressa — Топачевский, Скорик, 1992: 43.

Материал. Фрагменты верхней челюсти с M1 — 2 экз., фрагменты нижней челюсти с m1 — 2 экз. Изолированные постоянные коренные: M1 — 27 экз., M2 — 25 экз., M3 — 8 экз., Isup. — 3 экз., m1 — 15 экз., m2 — 30 экз., m3 — 11 экз., Iinf. — 7 экз.

Описание

Размеры M1 от мелких до средних (L = 1,80—2,14 мм; W = 1,14—1,44 мм; W/L = 0,60—0,70) (табл. 1). Примерно совпадают с размерами одноименных моляров *Kowalskia skofleki* (Kordos, 1987) и в меньшей мере типичных *K. progressa* из Новоелизаветовки 2 (рис. 1). Очертания коронки приближаются к прямоугольным за счет расширения ее передней части (рис. 2, A—E). Элементы антерокона расчленены антерофлексусом, глубина которого составляет 1/3—1/4 высоты коронки. Устье антерофлексуса открывается наружу у половины M1, в остальных случаях его передняя доля перекрыта эмалевым мостиком в месте слияния передних гребней интеро- и экстероантерокона. Связь указанных бугорков с параконом и протоконом, как правило, обеспечивается задним гребнем интероантерокона, при этом экстероантерокон представлен в виде изолированного бугорка (68 %

Таблица 1. **Промеры верхних (M1, M2, M3) и нижних моляров (m1, m2, m3)** ***Kowalskia progressa*****, мм**
Table 1. **Measurements of upper (M1, M2, M3) and lower molars (m1, m2, m3) of** ***Kowalskia progressa*****, mm**

Признак (Character)	L					W				
	n	R	M	S	V	n	R	M	S	V
Палиево (Palievo)										
M1	26	1,80–2,14	1,98	0,10	4,82	25	1,14–1,44	1,28	0,09	6,68
M2	23	1,42–1,86	1,57	0,11	6,91	23	1,13–1,42	1,28	0,07	5,46
M3	8	1,13–1,37	1,29	0,08	6,06	8	1,10–1,23	1,16	0,05	4,38
m1	15	1,70–2,02	1,87	0,10	5,30	15	1,04–1,21	1,13	0,05	4,69
m2	30	1,33–1,67	1,53	0,08	5,38	30	1,09–1,43	1,26	0,08	6,49
m3	11	1,47–1,63	1,53	0,05	3,02	11	1,12–1,37	1,20	0,07	6,05
Новоелизаветовка 2 (Novoelizavetovka 2)*										
M1	14	1,70–2,04	1,88	0,09	4,64	14	1,05–1,35	1,22	0,08	6,22
M2	11	1,38–1,60	1,48	0,06	4,12	11	1,10–1,28	1,18	0,06	5,05
M3	12	1,08–1,29	1,19	0,06	5,49	12	1,04–1,21	1,10	0,05	5,03
m1	9	1,62–1,89	1,77	0,09	5,21	9	1,04–1,17	1,09	0,04	4,12
m2	9	1,37–1,54	1,45	0,06	4,02	9	1,09–1,25	1,18	0,05	4,27
m3	6	1,37–1,52	1,45	0,05	3,43	6	1,07–1,19	1,13	0,05	4,30
Малое (Maloye)										
M1	1	–	1,92	–	–	1	–	1,30	–	–
M2	1	–	1,42	–	–	1	–	1,29	–	–
M3	1	–	1,30	–	–	1	–	1,29	–	–
m1	1	–	1,86	–	–	1	–	1,20	–	–
m2	2	1,51; 1,59	–	–	–	2	1,21; 1,24	–	–	–

* Типовая серия (Type series).

выборки). В остальных случаях формируется полноценный задний гребень экстероантерокона (21 %) либо его функцию выполняет поперечная шпора. Степень развития антеромезолофа варьирует в широких пределах: он полностью редуцируется (47,4 %) или сливается с задним гребнем интероантерокона (10,5 %). Свободный антеромезолоф представлен у 42 % исследованных зубов, однако и в этом случае его длина не превышает 1/2 от полной длины гребня. Наружный гребень протолофуля, обеспечивающий слияние антеролофуля и паракона, низкий и узкий (75 %) либо вообще отсутствует. Мезолоф, как и поперечная шпора, подвержен редукции и достигает полной длины только у 13,6 % M1. Гораздо чаще он укорачивается (50 %), частично (27,3 %) или полностью (9,1 %) трансформируется в передний гребень метакона. Постеролоф умеренно развит, без резкого вдавления в задней части. Примерно в 21 % случаев терминальная доля гребня не контактирует с основанием метакона. Задняя ветвь металофа присутствует на поверхности окклюзии 94,7 % M1. Стилевые элементы низкие, зачастую вытянуты в продольном направлении, тем самым обеспечивают замыкание лабиальных и лингвальных синусов. Следы антеростиля обнаружены только на одном исследованном зубе (рис. 2, B). Количество свободных корней варьирует (рис. 3). Большинство изученных экземпляров (64,3 %) имеет три корня, при этом лингвальный корень, как правило, несет явно выраженные следы разделения. Приблизительно 35,7 % выборки M1 имеет четыре четко дифференцированных корня.

M2 относительно небольшой (L = 1,42–1,86 мм; W = 1,13–1,42 мм; W/L = 0,73–0,88). Превосходит по размерам моляры *K. progressa* из типовой серии. Антеролоф симметричный (рис. 2, F–J). Мезолоф, как правило, частично слит с передним гребнем метакона (43,7 % выборки). В остальных случаях, когда указанного слияния не происходит, мезолоф представлен в виде низкого, но рельефного гребня, достигающего лабиального края коронки (31,2 %), либо прерывающегося примерно на уровне середины мезосинуса (18,7 %). Для одного из исследованных M2 отмечен полностью редуцированный, слитый с метаконом мезолоф.

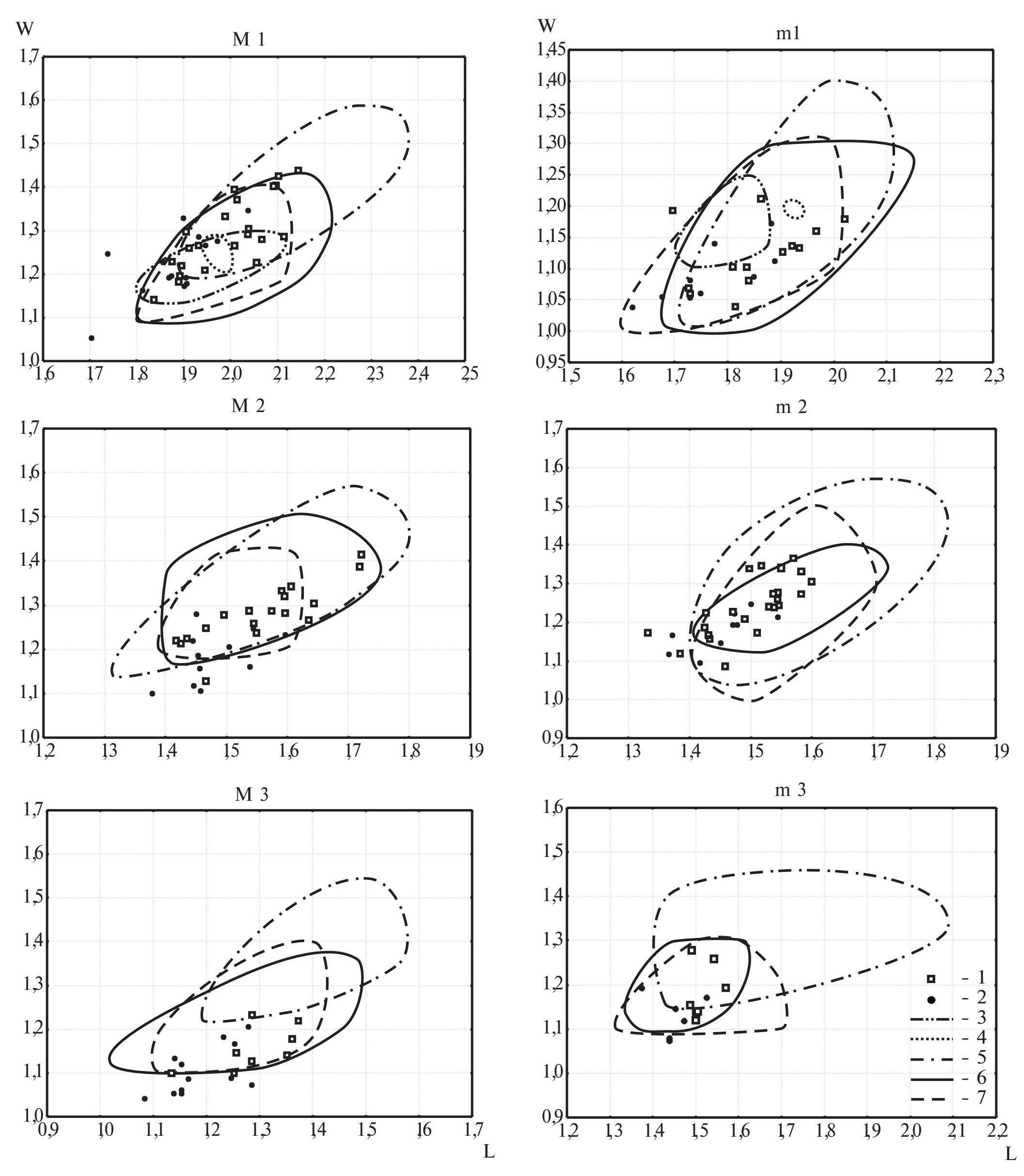


Рис. 1. Диаграмма отношения L/W (длина/ширина, мм) верхних (M1, M2, M3) и нижних моляров (m1, m2, m3) ряда представителей рода *Kowalskia*: 1 — *K. progressa*, Палиево; 2 — *K. progressa*, Новоелизаветовка 2 (типовая серия); 3 — *K. schaubi*, Rudábanya; 4 — *K. schaubi*, Csákvár (типовая серия); 5 — *K. fahlbuschi*, Kohfidisch (типовая серия); 6 — *K. skofleki*, Eichkogel; 7 — *K. skofleki*, Tardosbánya (типовая серия).

Fig. 1. Scatter diagrams of L/W ratios (length/width in mm) of upper (M1, M2, M3) and lower molars (m1, m2, m3) of some representatives of genus *Kowalskia*: 1 — *K. progressa*, Palievo; 2 — *K. progressa*, Novoelizavetovka 2 (type series); 3 — *K. schaubi*, Rudábanya; 4 — *K. schaubi*, Csákvár (type series); 5 — *K. fahlbuschi*, Kohfidisch (type series) 6 — *K. skofleki*, Eichkogel; 7 — *K. skofleki*, Tardosbánya (type series).

Задний воротничок сходен с гомологичным образованием на предыдущем моляре. Его терминальная часть изредка (25 %) теряет связь с основанием метакона, чаще указанный бугорок соединен с постеролофом и задним гребнем метакона, который всегда присутствует на жевательной поверхности описываемого моляра. Стили, как и на M1, умеренно развиты. Корня четыре.

M3 несколько крупнее одноименных моляров *K. progressa* из Новоелизаветовки 2 (L = 1,13–1,37 мм; W = 1,10–1,23 мм; W/L = 0,84–0,97). Форма

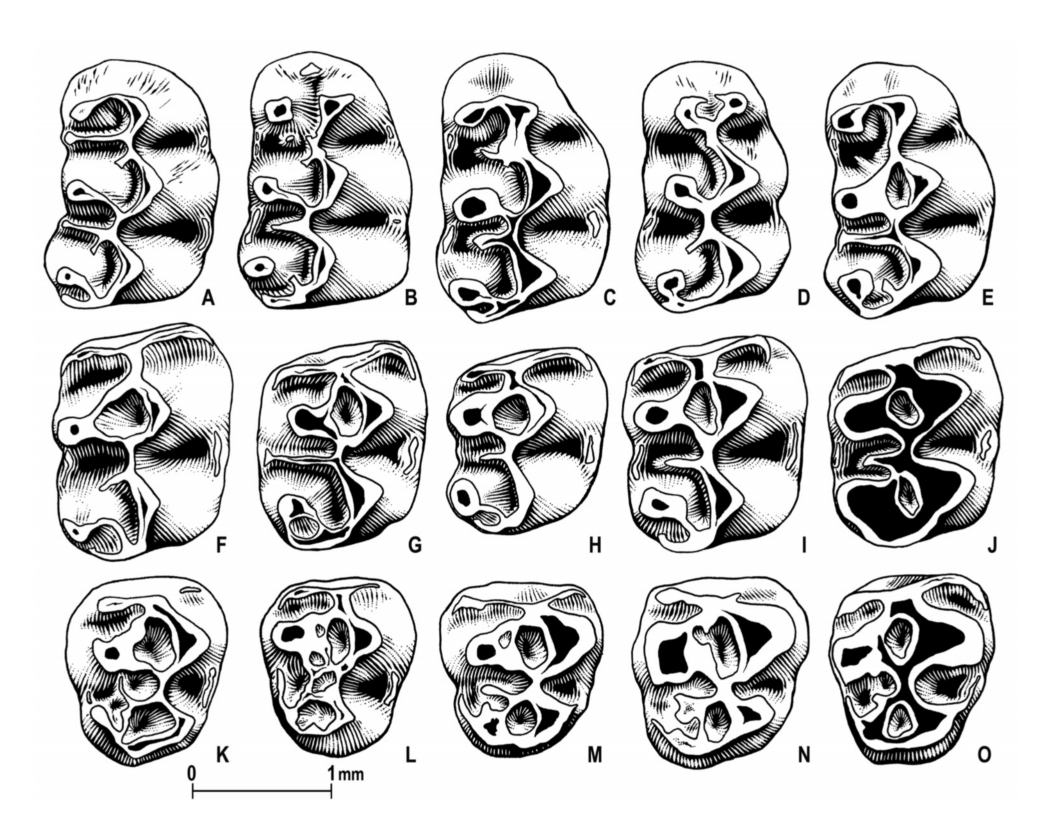


Рис. 2. Верхние моляры *Kowalskia progressa* из местонахождения Палиево, поздний миоцен (MN 11): A–E — M1; F–J — M2; K–O — M3 (D, G, K, M, N — инвертировано).

Fig. 2. Upper molars of *Kowalskia progressa* from the Late Miocene (MN 11) of Palievo: A–E — M1; F–J — M2; K–O — M3 (D, G, K, M, N — inverted).

коронки округло-треугольная, очень редко — четырехугольных очертаний (рис. 2, K–O). Антеролоф в подавлявляющем большинстве случаев двойной (90 %). Редуцированный интероантеролоф обнаружен на одном M3. Мезолоф зачастую сливается с основанием паракона (55,5 %), формируя центральное кольцо (марку). Реже представлен в виде самостоятельного, но укороченного гребня (33,3 %). Полностью отсутствует на одном экземпляре (11,2 %). Стили, особенно мезостиль,

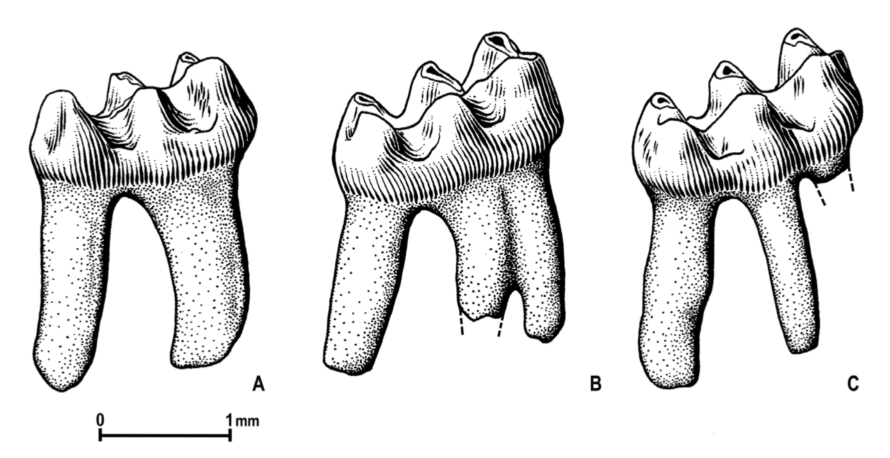


Рис. 3. Строение корней M1 *Kowalskia progressa* из местонахождения Палиево (вид с лингвальной стороны).

Fig. 3. The M1 roots structure of *Kowalskia progressa* from Palievo (lingual view).

высокие. Форма и размеры метакона изменчивы. В большинстве случаев бугорок имеет четко очерченное основание и лишь изредка трансформируется в гребень.

Верхние резцы относительно небольшие и узкие (LW = 1,24–1,57 мм; WA = 0,72–1,02 мм; WA/LW = 0,52–0,65). В поперечном сечении очертания зуба приближаются к треугольнику. Передняя грань уплощенная, без каких-либо следов орнаментации эмали.

Первый нижний моляр слегка длиннее и шире m1 типовой серии *K. progressa* (L = 1,70–2,02 мм; W = 1,04–1,21 мм; W/L = 0,57–0,70) (табл. 1). Антероконид раздвоен (рис. 4, A–E). В выборке также присутствуют экземпляры с трехбугорчатой конфигурацией антероконида (23,1 %), однако в отличие от большинства *Kowalskia* из туролийских отложений Венского и Карпатского бассейнов, третий бугорок никогда не формирует собственного заднего гребня. Экстеро- и интероантероконид объеденены в передней части коронки, отчего межбугорковая вырезка в достаточной степени развита примерно у 15,4 % m1. Антероконулид вариабелен: зачастую представлен только лабиальной ветвью (64,3 %), реже он двойной или ограниченно двойной (21,4 % и 7 % выборки соответственно). Для одного из исследованных моляров отмечена неполная двойная связь, — параллельно с четко выраженным задним гребнем экстероантеролофида присутствует рудимент лингвальной ветви антеролофулида. Изредка в средней части наружной ветви антеролофулида наблюдается небольшое утолщение, по всей видимости, представляющее собой рудименты передней поперечной шпоры. Мезолофид полностью сформирован (61,5 %), укорочен (30,8 %); в редких случаях (7,7 %) отсутствует. Какие-либо следы присутствия эктомезолофида на исследуемом материале не встречены. Задняя часть коронки оконтурена постеролофидом. Высота гребня постепенно снижается в терминальном направлении и полностью нивелируется в области контакта с основанием гипоконида. Низкие стилиды слабо выражены на поверхности окклюзии, иногда развитие получает мезостилид, входящий в контакт с мезолофидом. Антероконидный отдел одного из m1 содержит крупный и рельефный антеростилид.

m2 сравнительно крупный и в общем превосходит по размерам моляры новоелизаветовских *K. progressa* (L = 1,33–1,67 мм; W = 1,09–1,43 мм; W/L = 0,75–0,89). Конфигурация дистальной части коронки m2 во многом определяется степенью развития внутренней ветви переднего воротничка (рис. 4, F–J). В выборке доминируют экземпляры с укороченным (47,6 %) и полностью развитым интероантеролофидом (33,3 %); в 19 % случаев гребень полностью редуцирован. Мезолофид также проявляет некоторую тенденцию к редукции, хотя в большинстве случаев (47,6 %) он присутствует в виде узкого и протяженного гребня, достигающего лингвального края коронки. Реже мезолофид частично либо полностью редуцирован (23,8 и 28,6 % соответственно) и представлен небольшим выпячиванием задней ветви протоконида. Эктомезолофид отсутствует. Постеролофид в общих чертах аналогичен постеролофиду m1. Вдавление в области контакта гребня с основанием гипоконида отчетливо выражено, глубокое.

Третий нижний моляр (m3) равен или слегка длиннее m2 (L = 1,47–1,63 мм; W = 1,12–1,37 мм; W/L = 0,75–0,86). Внутренняя ветвь переднего воротничка так или иначе представлена во всех случаях, как правило, в виде короткого, но высокого гребня (рис. 4, K–N). Его терминальная часть контактирует с основанием метаконида и, в свою очередь, замыкает антеросинусид в небольшую марку. Изменчивости подвержена область слияния гребней антероконида с передними гребнями метаконида и протоконида — антероконулид. В подавляющем большинстве случаев (87,5 %) он хорошо развит, а основания лингвального и лабиального гребней антеролофида широко разведены. Постоянно присутствующий мезолофид зачастую (57,1 % выборки) полностью пересекает углубление мезосинуси-

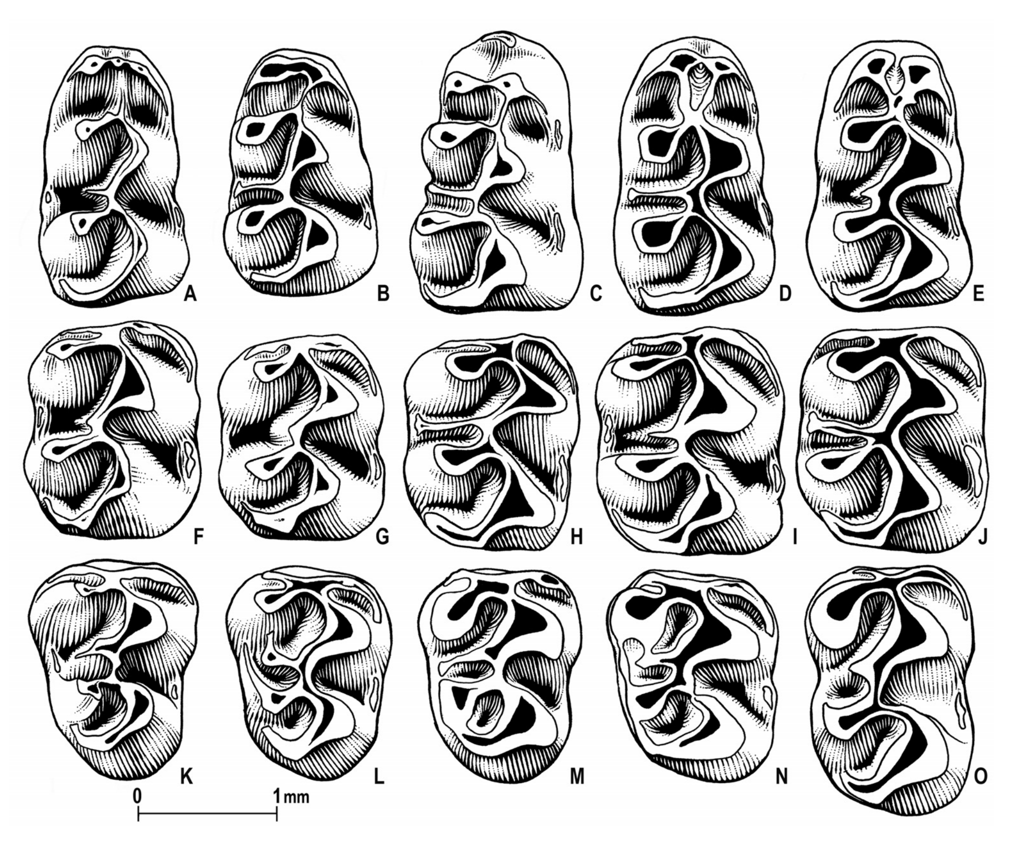


Рис. 4. Нижние моляры *Kowalskia progressa* (A–N) и *Stylocricetus* sp. (O) из местонахождения Палиево, поздний миоцен (MN 11): A–E — m1; F–J — m2; K–O — m3 (A, D, E, G, H, K, L, M — инвертировано).

Fig. 4. Lower molars of *Kowalskia progressa* (A–N) and *Stylocricetus* sp. (O) from the Late Miocene (MN 11) of Palievo: A–E — m1; F–J — m2; K–O — m3 (A, D, E, G, H, K, L, M — inverted).

да, где сливается с мезостилидом, в остальных случаях гребень укорачивается до половинной длины (28,6 %) или сливается с основанием протоконида (14,3 %). Серповидный постеролофид огибает сзади энтоконид и, как правило, несет вдавление в своей задней части. Стилиды m3, как и на других нижних щечных зубах, не достигают значительного развития. Некоторое исключение представляет мезостилид: он часто контактирует с мезолофидом и основаниями соседствующих бугорков, образуя с ними общий рисунок истирания на жевательной поверхности моляров взрослых индивидов.

Нижний резец узкий (LW = 1,12–1,51 мм; WA = 0,59–0,90 мм; WA/LW = 0,51–0,66), треугольный в поперечном сечении. Внутренняя (лингвальная) грань длиннее наружной. Передняя грань треугольно-округлая. Эмалевый слой не заходит на лингвальную грань резца. Его наружная поверхность практически лишена каких-либо дополнительных образований в виде гребней и валиков, обычно характерных для резцов *Pseudocricetus* Topachevski et Scorik, 1992. Можно отметить лишь сглаженный выступ, тянущийся вдоль передней грани зуба.

Сравнение

В 1992 г. В. А. Топачевский и А. Ф. Скорик на основании серии остатков из позднемиоценового (ранний туролий, MN 11) местонахождения Новоелизаветовка 2 в Одесской обл. описали новый вид рода *Kowalskia* — *K. progressa*. В основу видовой диагностики таксона положен набор признаков, отличающих, по их мнению,

K. progressa от близких видов рода. В частности, согласно приведенному диагнозу, для нового вида характерны расчлененный антерокон и дифференцированная корневая система M1, а также резко редуцированные мезолофы и мезолофиды нижних и верхних моляров. Эту точку зрения разделяют не все специалисты. В частности, G. Daxner-Höck (1995, 1996) неоднократно высказывала сомнения о валидности *K. progressa*, отмечая при этом сходство с другим видом рода — *K. skofleki**. Последний вид известен из отложений первой половины туролия Венского (Eichkogel, MN11) и Карпатского (Tardosbánya, MN 12) бассейнов, а также ряда местонахождений MN 11 во Франции: Ambérieu 2C, Ambérieu 3, Dionay, Mollon (Daxner-Höck, 1972, 1992, 1995; Daxner-Höck et al., 1996; Freudenthal, Kordos, 1989; Freudenthal et al., 1998; Kordos, 1987).

Типовая серия остатков *K. progressa* представлена немногочисленной выборкой изолированных верхних и нижних моляров, общей численностью 57 экз. в дополнении к которым включены три фрагмента верхнечелюстной кости с сохранившимися рядами M1—M2, M2—M3, M1—M3 (последний отмечен в качестве голотипа NMNH—P 47—01) и обломок зубного отдела нижней челюсти с m2-m3. Отсутствие в материалах сборов достаточно полно сохранившихся костей черепа не позволяет составить более или менее четкой характеристики краниальной морфологии вида.

При первоописании *K. progressa* В. А. Топачевский и А. Ф. Скорик не привели его сравнения с *K. skofleki* из типового местонахождения Tardosbánya в Венгрии. Ниже приведено сравнение указанных видов с привлечением дополнительных материалов из Палиево. *K. progressa* отличается от *K. skofleki*:

— более узкими M2, M3, m1 и укороченным m2;

— дифференцированной корневой системой M1: подавляющее большинство экземпляров имеет четыре корня; M1 *K. skofleki* трехкорневые;

— глубокой степенью редукции антеромезолофа M1 и мезолофа M1–M2, которые, как правило, всегда присутствуют на указанных молярах *K. skofleki*;

— редуцированными мезолофидом и эктомезолофидом m1-m2;

— преимущественно двойным антероконидом m1; большинство m1 *K. skofleki* имеют трехбугорковый антеролофид.

По сравнению с типовой серией *K. progressa* из Новоелизаветовки 2 остатки из Палиево отличаются несколько более крупными размерами верхних и нижних моляров (рис. 1), преимущественно трехкорневыми M1, а также слабее редуцированными поперечными шпорами на M1, m1, m2 и m3. Также для m1 из Палиево можно отметить слабее разделенные бугорки антеролофида. Серия остатков *K. progressa* из Палиево, по-видимому, древнее остатков того же вида из Новоелизаветовки 2 и Малого и на настоящий момент представляет самые ранние этапы эволюции вида.

Замечания

Несмотря на наличие целого комплекса морфологических признаков, объективно отличающих *K. skofleki* и *K. progressa*, оба вида связаны тесным родством и занимают близкое положение в эволюционном древе Cricetini, являясь ранними дериватами базальной радиации *Kowalskia*. В качестве общего предка для видов *K. skofleki* и *K. progressa* можно отметить валлезийский вид *K. schaubi* Kretzoi, 1951, морфология жевательного аппарата которого почти полностью отвечает исходному для группы типу. Сходным набором апоморфных признаков характеризуются моляры *Kowalskia moldavica* Lungu, 1981 из раннего валлезия Молдовы (Лунгу, 1981). Тем не менее морфологические особенности зубов данного вида (нерасчлененные передние бугорки M1 и m1 в сочетании с редуцированными эктомезолофидами)

* Вид *K. skofleki*, в свою очередь, иногда синонимизируется с *K. schaubi* (Kretzoi, Fejfar, 2004).

предполагают иные пути эволюционных изменений жевательного аппарата, отличные от таковых у *K. schaubi*. К тому же вопрос о систематическом положении самой *K. moldavica* остается открытым, и вполне вероятно, что после детального переизучения типовых остатков она может быть исключена из состава рода *Kowalskia*. Не менее интересен вопрос о связи *K. progressa* с представителями рода *Pseudocricetus*. Так, на примере остатков *K. progressa* из Новоелизаветовки 2, В. А. Топачевский и А. Ф. Скорик (1992) наметили возможный путь возникновения первых *Pseudocricetus*, предполагающий дальнейшее упрощение моляров *K. progressa*, расчленение антерокона и антероконида, а также появление полностью четырехкорневых M1. Имеющиеся данные краниальной морфологии в общем не противоречили таким выводам. Тем не менее находки эволюционно продвинутых Cricetinae в составе заведомо более древних местонахождений, чем Новоелизаветовка 2 и Палиево, ставят под сомнение реальность такого процесса. Так, *Pseudocricetus* sp. из раннего туролия Фрунзовки 2 обладает сложившимся набором апоморфных признаков, характерных для более молодых таксонов: полностью четырехкорневые M1—M2, редуцированные мезолофы, мезолофиды и передние поперечные шпоры. По многим анализированным признакам данная форма выглядит даже более эволюционированной, чем ранние представители рода *Pseudocricetus*, например *P. antiquus* W. Topachevski et Scorik, 1992. В качестве плезиоморфных признаков можно отметить только слабо расчлененные антеролоф и антеролофид на M1-m1, отсутствие интероантеролофида m2, а также, вероятно, относительную низкокоронковость как верхних, так и нижних моляров. Можно предположить, что указанный таксон, как и значительная часть элементов сообщества Фрунзовки 2, являет собой одного из азиатских мигрантов. В этой связи не исключено азиатское происхождение рода *Pseudocricetus*, остатки которого известны из местонахождений Павлодар 1А, Селеты 1А, Кедей 1А во Внутренней Азии, предварительно синхронизируемых со средним — поздним туролием (Зажигин, 2006; Zazhigin, 2003).

Геологический возраст и распространение

Поздний миоцен, вторая половина раннего туролия (MN 11b), континентальные аналоги позднего сармата Северного Причерноморья Украины.

Род ***Stylocricetus*** W. Topachevski et Scorik, 1992

***Stylocricetus* sp.**

***Pseudocricetus* sp.** (partim) — Топачевский, Скорик, 1992: 107.

Материал. Изолированный правый m3.

Описание

Коронка прямоугольных очертаний, вытянута (L = 1,83; W = 1,17 мм; W/L = 63,9). Талонид практически не уступает по ширине тригониду (рис. 4, O). Внутренняя ветвь переднего воротничка редуцирована. Мезолофид представлен в виде короткого, но широкого у основания гребня, проявляющего, тем не менее, явную тенденцию к слиянию с лингвальным краем коронки. Массивный постеролофид контактирует с основанием энтоконида. Углубление постеросинусида хорошо выражено. Стили умеренно развиты.

Сравнение и замечания

Род *Stylocricetus* объединяет наиболее своеобразных и специализированных неогеновых Cricetinae Восточной Европы. Ареал распространения рода охватывает юг Восточной Европы и Внутреннюю Азию. Древнейшие находки *Stylocricetus* известны из позднего валлезия (MN 10) — местонахождение Михайловка 1 (Nesin, Nadachowski, 2001; Вангенгейм, Тесаков, 2008). Типовая серия остатков монотипичного рода происходит из среднего туролия (MN 12), местонахождение

Черевичное 3. Известные остатки из азиатских местонахождений, очевидно, тяготеют к более молодым ассоциациям. К примеру, в составе фауны местонахождений Селеты 1А и Кедей 1А (Казахстан) им сопутствует богатый комплекс микротериев, вероятно, позднетуролийского возраста (Зажигин, 2006). Изолированный m3 *Stylocricetus* sp. из Палиево представляет единственное свидетельство присутствия представителей рода в составе сообществ мелких млекопитающих второй половины раннего туролия. К сожалению, указанный экземпляр плохо диагностируется, учитывая общую консервативность морфологии нижних моляров *Stylocricetus*. Из раннетуролийского местонахождения Фрунзовка 2 известен изолированный правый M3, ошибочно описанный как m3 *Pseudocricetus* sp. (Топачевский, Скорик, 1992: рис. 48). Детальное исследование этого экземпляра показало наличие комплекса морфологических признаков, сближающих его со *Stylocricetus*, а не с *Kowalskia* и, тем более, *Pseudocricetus*. Однако, как и в случае с остатками из Палиево, надежно диагностировать столь малочисленные материалы на настоящий момент не представляется возможным.

Геологический возраст и распространение

Поздний миоцен, вторая половина раннего туролия (MN 11b), континентальные аналоги позднего сармата Северного Причерноморья Украины.

Заключение

Фауна низших хомякообразных Палиево имеет монодоминантный облик, типичный для позднемиоценовых сообществ Cricetidae Восточной Европы. Количественно в ней полностью доминируют *Kowalskia*, род *Stylocricetus* представлен одним плохо диагностируемым экземпляром. Остатков Copemyinae Jacobs et Lindsay, 1981 и *Pseudocricetus* в местонахождении не обнаружено, что указывает на раннетуролийский возраст фауны Палиево. Зона распространения *Kowalskia progressa* традиционно занимает вторую половину раннего туролия. До недавнего времени микротериофауна данного временного промежутка была известна только из двух восточноевропейских местонахождений — Новоелизаветовка 2 и Малое на юге Одесской обл. (Топачевский, Скорик, 1992; Топачевский и др., 2000). Последнее, однако, практически не исследовано с микротериологической точки зрения (Топачевский и др., 1987). Хомякообразные Новоелизаветовки 2 представлены *K. progressa*, которым сопутствуют малочисленные остатки проблематичных *Pseudocricetus* sp. Последний род не обнаружен в Палиево, где его место занимает *Stylocricetus*. Отсутствие остатков *Pseudocricetus* и уровень эволюционной продвинутости *Kowalskia* следует считать индикатором более древнего возраста фауны Палиево в сравнении с таковыми Новоелизаветовки 2 и Малого. Сопоставление микротериофауны в целом, а также анализ стратиграфического положения костеносных горизонтов относительно маркирующего слоя верхнесарматского оолитового известняка подтверждают данное предположение (Sinitsa, 2008).

Экологическая характеристика вымерших групп Cricetidae, как правило, основана исключительно на функциональном анализе зубов и во многом условна. Большинство исследователей согласны с тем, что род *Kowalskia* характеризует открытые ландшафты (Kalin, 1999), но какие именно стации занимали эти грызуны окончательно не выяснено. Вероятно, более четко очерченную экологическую форму ксеробионта представлял *Stylocricetus*. Укороченная и резко изогнутая диастема, упрощенные высококоронковые моляры с гипертрофированными лабиальными стилями и дифференцированной корневой системой традиционно интерпретируются как адаптации к потреблению грубых вегетативных частей растений (Топачевский, Скорик, 1992). Присутствие представителей указанных родов в составе микротериокомплекса Палиево свидетельствует о достаточно

широком распространении открытых стаций, связанных, очевидно, с растительностью лугового и саванно-степного типа. Совместные находки многочисленных заподид подсемейства Lophocricetinae в определенной степени подтверждает высказанное предположение.

Автор искренне благодарен Л. И. Рековцу за содержательный анализ рукописи и предоставленные консультации. А также В. А. Несину и А. С. Тесакову за ценные замечания и советы. За любезно оказанную помощь в подготовке статьи автор сердечно благодарит Е. В. Лысову.

Вангенгейм Э. А., Тесаков А. С. Местонахождения млекопитающих позднего сармата Восточного Паратетиса: их место в стратиграфической и магнитохронологической шкалах, корреляция с европейской континентальной шкалой // Стратиграфия. Геологическая Корреляция. — 2008. — **16** (1). — С. 95–107.

Зажигин В. С. О фауне мелких млекопитающих аридной зоны юга Западной Сибири в позднем миоцене // Позднекайнозойская геологическая история севера аридной зоны : Тез. докл. — Москва, 2006. — С. 198–202.

Лунгу А. Н. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии (насекомоядные, зайцеобразные и грызуны). — Кишинев : Штиинца, 1981. — 140 с.

Топачевский В. А., Несин В. А., Чепалыга А. Л., Топачевский И. В. Биостратиграфическое распределение местонахождений остатков мелких млекопитающих (Mammalia) в мэотисе и верхнем сармате новоелизаветовского разреза // Доп. НАН України. — 2000. — **11**. — С. 213–217.

Топачевский В. А., Скорик А. Ф., Рековец Л. И. Грызуны верхненеогеновых и раннеантропогеновых отложений Хаджибейского лимана. — Киев : Наук. думка, 1987. — 207 с.

Топачевский В. А., Скорик А. Ф. Неогеновые и плейстоценовые хомякообразные юга Восточной Европы. — Киев : Наук. думка, 1992. — 244 с.

Andrews P. Owls, Caves and Fossils. — London : Natural History Museum Publications, 1990. — 231 p.

Bachmayer F., Wilson R. W. A third Contribution to the Small Mammal Fauna of Kohfidisch (Burgenland), Austria // Ann. des naturhist. Mus. — 1980. — **83**. — P. 351–386.

Casanovas-Villar I. The rodent assemblages from the Late Aragonian and the Vallesian (Middle to Late Miocene) of the Valles-Penedes Basin (Catalonia, Spain). Tesi doctoral. — Barselona : Universitat autonoma de Barseloma, 2007. — 282 p.

Daxner-Höck G. Cricetinae aus dem Alt-Pliozän vom Eichkogel bei Mödling (Niederösterreich) und von Vösendorf bei Wien // Palaont. Z. — 1972. — **46** (3–4). — P. 133–150.

Daxner-Höck G. Die Cricetinae aus dem Obermiozan von Maramena (Mazedonien, Nordgriechenland) // Palaont. Z. — 1992. — **66** (3/4). — S. 331–367.

Daxner-Höck G. Some Glirids and Cricetids from Maramena and other late Miocene localities in Northern Greece // The vertebrate Locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscinian Boundary (Neogene) / Ed. N. Schmidt-Kittler. — Munchen : Munchner Geowiss. Abh. Ser. A, 1995. — **28**. — P. 103–120.

Daxner-Höck G., Fahlbusch V., Kordos L., Wu W. The Late Neogene Cricetid Rodent genera Neocricetodon and Kowalskia // The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. — New York : Columbia University Press, 1996. — P. 220–226.

Freudenthal M., Kordos L. Cricetus polgardiensis sp. nov. and Cricetus kormosi Schaub, 1930 from the Late Miocene Polgardi localities (Hungary) // Scripta Geol. — 1989. — **89**. — P. 71–100.

Freudenthal M., *Mein P.*, *Martin Suarez E.* Revision of Late Miocene and Pliocene Cricetinae (Rodentia, Mammalia) from Spain and France // Trob. Mus. Gool. Barcelona. — 1998. — **7**. — P. 11–93.

Kalin D. Tribe Cricetini // The Miocene Land Mammals of Europe / W. Rosser, K. Heissig. — Munchen, 1999. — P. 373–387.

Kordos L. Karstocricetus skofleki gen. n., sp. n. and the evolution of the Late Neogene Cricetidae in the Carpathian Basin // Fragmenta Mineralogica et Paleontologica. — 1987. — **13**. — P. 65–88.

Kretzoi M., Fejfar O. Sciurids and Cricetids (Mammalia, Rodentia) from Rudabánya // Palaeontographia Italica. — 2004. — **40**. — P. 133–149.

Nesin V. A., Nadachowski A. Late Miocene and Pliocene small mammal faunas (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of Southeastern Europe // Acta Zool. Cracov. — 2001. — **44** (2). — P. 107–135.

Sinitsa M. V. A new small mammal fauna from the Lower Turolian (MN 11) of the Southern Ukraine // Materialele simpozionului jubiliar internaţional “Mediul şi dezvoltarea durabilă”. — Chişinău : Labirint, 2008. — P. 181–182.

Zazhigin V. S. New genus of Cricetodontinae (Rodentia: Cricetidae) from the Late Miocene of Kazakhstan // Russian J. Theriol. — 2003. — **2** (2). — P. 63–69.